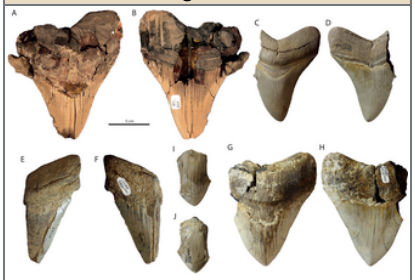
Inhaltsverzeichnis

1 Fossilbericht und Verbreitung
2 Merkmale
2.1 Zähne und Kiefer
2.2 Wirbel
2.3 Körperbau
2.4 Größe
3 Paläobiologie
3.1 Beißkraft
3.2 Ernährung
3.3 Energiehaushalt
3.4 Fortbewegung
3.5 Individualentwicklung
4 Systematik
5 Stammesgeschichte
5.1 Ursprünge
5.2 Aussterben
6 Ausstellung
7 Kinofilme
8 Literatur
9 Weblinks
10 Einzelnachweise

Megalodon

Der **Megalodon** (*Otodus megalodon*, Syn.: *Megaselachus megalodon*, *Carcharocles megalodon* oder *Carcharodon megalodon*) ist eine ausgestorbene Haiart aus der Familie der Otodontidae oder möglicherweise der Makrelenhaie (Lamnidae), die von Louis Agassiz im Jahr 1835 wissenschaftlich beschrieben wurde. Der Fossilbericht dieses Haies reicht vom oberen Miozän[1] bis zur Pliozän-Pleistozän-Grenze vor 3,6[1] oder 2,6 Mio. Jahren[2] und besteht aus weltweiten Zahn- oder (seltener) Wirbelfunden. Diese Art bevorzugte vermutlich die euphotische Zone warmer Meere. Mit einer geschätzten Maximallänge von 16 bis 20 m war *O. megalodon* wahrscheinlich die größte Haiart der Erdgeschichte. Merkmale umfassen die enorme Körpergröße und die großen, dreieckigen Zähne, weshalb diese Art früher der Gattung *Carcharodon* zugeordnet wurde. Neuere Studien vermuten aber eher, dass *O. megalodon* weniger nahe mit dem Weißen Hai verwandt war, und ordnen das Tier verschiedenen Gattungen zu (*Carcharocles*, *Megaselachus* oder *Otodus*, wovon erstere die geläufigste in wissenschaftlichen Arbeiten, letztere die heute gültige ist), die alle innerhalb der ausgestorbenen Familie Otodontidae liegen. Trotz der spärlichen Überreste beschäftigen sich zahlreiche Studien mit dem Körperbau, der Beißkraft und der Beute dieses Tieres. Der Name setzt sich aus dem altgriechischen Wörtstämmen μεγαλο- *megalo-* ‹groß› und ὀδοντ- *odont-* ‹Zahn› zusammen.

Megalodon

Zähne von *Otodus megalodon*
Zeitliches Auftreten
Burdigalium (Miozän) bis Pliozän 10,3 bis 3,6[1] oder 2,6 Mio. Jahre
Fundorte
▪ Weltweit
Systematik
Teilklasse: Haie (Selachii) *Überordnung:* Galeomorphii *Ordnung:* Makrelenhaiartige (Lamniformes) *Familie:* Otodontidae *Gattung:* *Otodus* *Art:* Megalodon
Wissenschaftlicher Name
Otodus megalodon (Agassiz, 1835)

Fossilbericht und Verbreitung

Zahn eines Megalodons

Die Existenz des Megalodons wird durch fossile Zähne dokumentiert, die auf ein Alter von 2 bis 17 Millionen Jahren datiert wurden.[3] Sie wurden in Australien,[4] Europa,[5][6] Afrika, Indien, Japan, Süd-[7] und Nordamerika gefunden,[8] was auf eine weltweite Verbreitung hindeutet.[3] Einige dieser Zähne sind mehr als 18 cm lang.[9] Ähnlich wie der heutige Weiße Hai bevorzugte auch *Otodus megalodon* wahrscheinlich Küstenregionen in warmen Meeren.[4] Die Zähne werden meistens in Sedimenten gefunden, die auf Meerestiefen von weniger als 200 m hindeuten, allerdings ist es möglich, dass *O. megalodon* auch in Meerestiefen von bis zu 300 m vorkam.[10] Seine riesigen Zähne wurden von steinzeitlichen Menschen für Speerspitzen und Ähnliches verwendet.[11] Gewöhnlich überdauern bei Knorpelfischen lediglich Zähne und lassen Rückschlüsse auf das Tier zu, der verkalkte Skelettknorpel ist hingegen kaum erhaltungsfähig. Deshalb gibt es von Megalodon lediglich vereinzelte Wirbelfunde sowie Bissspuren an Walknochen.[12] Das am besten erhaltene Exemplar (IRSNB P 9893, ursprünglich IRSNB 3121) ist durch eine Wirbelsäule aus dem Miozän von Belgien

bekannt, der 141 Rückenwirbel zugeordnet werden. Der Durchmesser der Wirbel reicht von 5,5 bis 15,5 cm.[13] Der größte bekannte Wirbel, der *O. megalodon* zugeordnet werden kann, wurde in einem Verband von 20 Wirbeln (NHMD 157890) in der obermiozänen Gram-Formation in Dänemark gefunden und hat einen Durchmesser von ungefähr 23,0 cm.[14][15] Einige prismatische Knorpel aus späten känozoischen Schichten könnten zu *O. megalodon* gehören, allerdings ist dies umstritten.[16]

16 m lange plastische Lebendrekonstruktion von Megalodon, im Vordergrund eine Kieferrekonstruktion

Merkmale

Zähne und Kiefer

O. megalodon hatte dreieckige Zähne mit fein gesägten Schneidekanten und einer V-förmig eingebuchteten Zahnwurzel. Während die vorderen Zähne groß und symmetrisch sind, sind die hinteren eher asymmetrisch mit einer leicht schrägen Krone.[3] Neben den vorderen und hinteren Zähnen verfügte *O. megalodon* noch über seitliche Zähne und Zwischenzähne (engl. *intermediate tooth*) im Oberkiefer. Im Oberkiefer verfügt *O. megalodon* über vier vordere Zähne, zwei Zwischenzähne, 14 seitliche und acht hintere Zähne. Im Unterkiefer sind es sechs vordere, 16 seitliche und acht hintere Zähne.[8] In einigen Studien wird nur zwischen vorderen und seitlichen Zähnen unterschieden.[17] Seitliche Zacken an der Zahnwurzel (welche bei den Verwandten von *O. megalodon* vorkommen) fehlen, allerdings sind sie bei Jungtieren gelegentlich vorhanden.[3] Die Zähne sind breit, aber nicht sehr dick.[12] Auf Basis der Zahngröße und den Proportionen eines heutigen Weißen Hais wurde ein Gebiss rekonstruiert, das groß genug gewesen wäre, einen aufrecht stehenden Menschen zu verschlingen. Das Gebiss wird auf eine Breite von über 3 m und eine Höhe von über 2,5 m geschätzt.[9] Die Kiefer wurden von Gottfried und Kollegen als größer, robuster, massiver und mit stärkeren Muskeln als die des Weißen Hais rekonstruiert.[18]

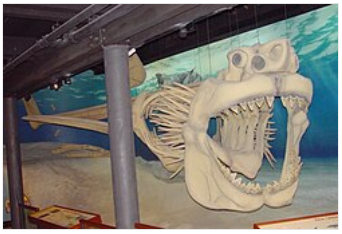
Kieferrekonstruktion eines Megalodons, ausgestellt im American Museum of Natural History

Wirbel

Wirbel von *O. megalodon* werden selten gefunden. Die 20 Wirbel aus der Gram-Formation des Oberen Miozäns von Dänemark (NHMD 157890) sowie die 141 Wirbel aus Belgien (IRSNB P 9893) erlauben jedoch Einblicke in die Wirbelanatomie von *O. megalodon*. Die Wirbelkörper waren kurz und hoch gebaut. Alle Wirbel verfügten über verkalkte Oberflächen in den Gelenkhöhlen.[14] Die Wirbel unterscheiden sich von denen des Riesenhais (welche oft in denselben Formationen gefunden werden und ähnlich groß sind) durch dickere Wände, einen weniger länglichen Bau und kleinere Löcher in der Mitte. Es wird vermutet, dass die Wirbelsäule von *O. megalodon* aus 190 bis 200 Wirbeln bestand, womit sie deutlich mehr Wirbel hätte als die des Weißen Hais.[13]

Kieferrekonstruktion eines Megalodons, ausgestellt im National Aquarium in Baltimore

Körperbau



Rekonstruiertes *O.-megalodon*-Skelett. Ausgestellt im Calvert Marine Museum.

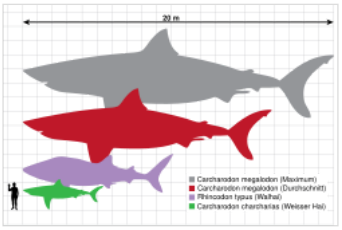
Über den Körperbau ist so gut wie nichts bekannt, da außer einigen Wirbeln und Zähnen nichts gefunden wurde. Dennoch gibt es ein rekonstruiertes Skelett, basierend auf dem des Weißen Hais. Dort wird *O. megalodon* mit einem proportional breiteren Kiefer und proportional etwas längeren Flossen als der heutige Weiße Hai dargestellt; außerdem ist er in der Rekonstruktion viel kräftiger gebaut.[18]

Andere Forscher nehmen an, dass *O. megalodon* mit dem Sandtigerhai näher verwandt war als mit dem Weißen Hai und daher diesem ähnlicher sah. Bretton Kent bezweifelt dies jedoch, da der Körperbau des Sandtigerhais auf Beschleunigung ausgelegt ist. Um die Schwimmfähigkeit beizubehalten, brauchte ein derart großer Sandtigerhai proportional viel größere Flossen. Sie wären beim Schwimmen hinderlich, weil für ihre Bewegung viel Kraft notwendig wäre. Daher vermutet Kent, dass die einzige Körperform, die für einen derart großen Hai in Frage käme, eine sei, die auf energiesparende Dauergeschwindigkeit ausgelegt ist. Kent schlägt den Wal- und Riesenhai als Basis für die Körperform vor. Diese haben eine sichelförmige Schwanzflosse und eine kleine Afterflosse. Diese Körperform verringert die Zugkraft beim Schwimmen. Andere große Schwimmer (Weißer Hai, Makohaie, Speerfische und Thunfische) verfügen ebenfalls über solche Merkmale.[19] Dem gegenüber kommen mehrere Studien aus den Jahren 2024 und 2025 zu dem Schluss, dass die Körperform von *O. megalodon* eher der heutiger Makohaie oder Zitronenhaie entsprach. Ihnen liegt die in Belgien gefundene und teils vollständig erhaltene Wirbelsäule mit insgesamt 141 Wirbeln zugrunde (IRSNB P 9893). Demnach war *O. megalodon* möglicherweise länger als bisher angenommen, dafür aber wesentlich schlanker gebaut als im Vergleich der Weiße Hai. Ein längergestreckter Körper wirkt sich allerdings auch auf die Lebensweise und Körperfunktionen aus, die dadurch markant vom Weißen Hai abgewichen haben könnten.[20][21]

Allometrische Vergleiche mit mehreren ökologisch ähnlichen und im Verhalten vergleichbaren rezenten Vertretern der Makrelenhaie würde für ein rund 16 m langes Exemplar von *O. megalodon* eine Schädellänge von gut 4,65 m annehmen lassen, was rund 29 % der Gesamtlänge entspräche. Die Rückenflosse wäre gut 1,62 m hoch (10 %) und 1,99 m lang (12 %), während die gesamte Körperhöhe gemessen an und einschließlich der Rückenflosse 4,53 m (28 %) betragen würde. Die Schwanzflosse wiederum könnte bis zu 3,85 m Höhe (24 %) erreicht haben, die Brustflosse wäre mit 3,1 m etwas kleiner. Im Gesamtkontext dieser Rekonstruktion hätte *O. megalodon* einen etwas kompakteren und stämmigeren Körperbau, als bei einem reinen Vergleich mit dem Weißen Hai.[22]

Andere Autoren sehen derartige Rekonstruktionsversuche basierend auf allometrischen oder formalen Vergleichen als schwierig an und verweisen auf die relative Vielgestaltigkeit der Makrelenhaie und die komplexen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gruppe. Demnach wäre umfangreicheres und aussagekräftigeres Fossilmaterial Voraussetzung, um die Körperproportionen exakter bestimmen zu können. Ein wie in der Vergangenheit häufig vorgenommener Vergleich von Megalodon mit dem Weißen Hai basiert daher auch lediglich in der Auffassung beider als Spitzenprädator im jeweiligen Ökosystem.[23][20]

Größe



Megalodon (grau und rot) mit einem Walhai (violett), Weißen Hai (grün) und einem Menschen (schwarz)

Über die Größe von *O. megalodon* gibt es unterschiedliche Meinungen. Frühere Schätzungen reichten von 9 bis 30 m. Die 30-m-Angaben wurden später (1994) als nicht haltbar angesehen, darauf folgende Schätzungen gingen von 12 bis 18 m als Spanne für die Größe eines erwachsenen Megalodon aus.[24] Michael Gottfried (1996) errechnete die Größe des größten damals bekannten Exemplars, basierend auf einem 168 mm hohen Zahn. Die Berechnungen basieren auf der Vermutung, dass das Verhältnis zwischen der Höhe der vorderen Zähne und der Gesamtlänge Ähnlichkeiten mit dem eines Weißen Hais aufwies. Diese Vermutung wurde dadurch gestützt, dass Weiße Haie bereits relativ große Zähne haben und dass *O. megalodon* proportional breitere Zähne hatte als der Weiße Hai. Daher sind proportional längere Zähne unwahrscheinlich. Gottfried gab eine konservative Rechnung von 15,9 m und ungefähr 50 t, eine mittlere Angabe von 17 m und 60 t und eine großzügige Angabe von 20,2 m und 103 t.[25] Diese Methode und die Zahlenangaben sind relativ weit akzeptiert.[26][27] Mit einer vergleichbaren Methode kam Kenshu Shimada im Jahr 2019 auf Körperlängen von 14,2 bis 15,3 m, wobei sich der letztere Wert auf den auch von Gottfried 1996 verwendeten Zahn bezieht. Nach Shimadas Auffassung wurden Größen über 15 m aber nur selten erreicht.[28]

Eine alternative Methode benutzt die Zahnweite der oberen vorderen Zähne zur Berechnung der Größe. Mit ihr lässt sich der Besitzer eines 12 cm weiten Zahns auf 16,5 m Gesamtlänge schätzen. Die Methode wird dadurch gestützt, dass sich der Kieferumfang (welcher sich aus der Weite des größten Zahns ergibt) proportional zur Größe des Tieres verhält. Dieses Prinzip ist bei den meisten großen Haien anwendbar.[29] Exemplare mit einer Körpergröße von weniger als 10,5 m werden als Jungtiere und Exemplare mit einer Größe von weniger als 4 m als Neugeborene definiert.[30] Gottfried vermutet, dass Männchen Größen von 10 bis 14 m erreichten, während laut seinen Angaben Weibchen 13 bis 17 m erreichten.[31]

In weiteren Studien wurde als alternative Methode zur Körpergrößenbestimmung die Wirbelgröße und Länge der Wirbelsäule benutzt, wobei hier das relativ vollständige Exemplar aus dem Miozän Belgiens (IRSNB P 9893) die Basis bildet. Bereits Mitte der 1990er Jahre war alleinig anhand des größten zugehörigen Wirbels mit einem Durchmesser von 15,5 cm unter Bezug auf den Weißen Hai eine Gesamtlänge des Individuums von 9,2 m ermittelt worden.[13] Jüngeren Rekonstruktionen zufolge weist die gesamte Wirbelsäule aber bereits eine Länge von 11,1 m auf, wobei hier der Schwanzanteil und zuzüglich der Schädel fehlen. In einer Untersuchung aus dem Jahr 2025 wurde diese Rekonstruktion der Wirbelsäule als Basis genommen und um den theoretischen Anteil des Kopfes und des Schwanzes für die Geamtlängenberechnung ergänzt. Das Verhältnis der Rumpflänge zur Kopf- und Schwanzlänge bei heutigen Makrelenhaien variiert zwischen 42 % beim Gemeinen Fuchshai und 71 % beim Riesenhai. Unter Ausschluss von Tieren mit extrem verlängertem Rostrum oder Schwanz beträgt der Durchschnittswert des Kopfanteils an der Gesamtlänge bei den rezenten Arten 16,6 % und der des Schwanzteils 32,6 %. Für das Individuum aus Belgien ergäbe sich dadurch eine Gesamtlänge von 16,4 m. Im Vergleich zu dem größten Wirbel des Individuums aus Belgien, misst das größte bekannte Exemplar, aus der obermiozänen Gram-Formation in Dänemark stammend (NHMD 157890), insgesamt 23 cm. Die gleichen Verhältniswerte angewendet würde dieses Individuum eine Gesamtlänge von 24,3 m erreicht haben. Unter theoretischer Annahme, dass *O. megalodon* vergleichbar zu einigen anderen Makrelenhaien einen außerordentlich verlängerten Schädel oder Schwanz besaß, variieren die Extremwerte für das Individuum aus Belgien zwischen 13,2 und 33,1 m und für jenes aus Dänemark zwischen 19,6 und 49,1 m. Letztere Angaben werden aber als unwahrscheinlich angesehen. Das Körpergewicht ist wiederum abhängig vom Körperbau, der bei heutigen Haien von sehr langgestreckt-schlank beim Zitronenhai über kräftig beim Weißen Hai bis kurz-stämmig beim Heringshai reicht. Diese variablen Formen berücksichtigend müsste für das Megalodon-Individuum aus Belgien ein Gewicht zwischen 26,9 und 33,3 t (durchschnittlich 30 t) sowie für das aus Dänemark zwischen 83,6 und 104,7 t (durchschnittlich 94 t) veranschlagt werden. Sowohl die Gesamtlänge als auch das Körpergewicht setzen bezüglich des unterschiedlichen Größenverhältnisses zwischen dem Individuum aus Belgien und dem aus Dänemark voraus, dass das Wachstum der Körperproportionen während der Ontogenese einheitlich verlief.[21]

Ursprünglich deuteten Vergleiche von Zähnen aus verschiedenen lithostratigraphischen Einheiten darauf hin, dass die Größe von *O. megalodon* mit der Zeit zunahm.[32] Jedoch konnte eine Studie aus dem Jahr 2015 diese Hypothese anhand von 544 *O. megalodon*-Zähnen aller Altersstufen nicht bestätigen. Die Körperlänge wurde hier mithilfe der Zahnhöhe berechnet, als Basis dafür dient der Weiße Hai.[33] Die Körperlänge der Exemplare reichte (laut der genannten Berechnung) von 2,2 bis 17,9 m mit einem Durchschnittswert von ungefähr 10 m.[34] Der höchste Durchschnittswert findet sich bei Exemplaren aus dem späten Miozän.[35]

Einer Studie aus dem Jahr 2022 zufolge bestanden möglicherweise lokale Größenunterschiede. Demnach wurden Individuen aus Regionen mit kühleren Meeresströmungen durchschnittlich größer als solche aus Gebieten mit wärmeren. So lassen sich anhand der Zähne aus der Yorktown-Formation im östlichen Nordamerika mit einer geschätzten mittleren Wassertemperatur von 21 °C durchschnittliche Individuengrößen von 10,1 m ermitteln. Für die Bone-Valley-Formation im südöstlichen Nordamerika liegen die entsprechenden Werte bei 29 °C und 5,4 m. Es ist zwar nicht auszuschließen, dass die regional auftretenden geringeren Längenwerte Individuen aus „Kinderstuben“ widerspiegeln, doch werden die Ergebnisse der Analyse vorerst mit dem Wirken der Bergmannschen Regel begründet. Demnach kamen die extrem großen Exemplare lediglich in kühleren Meeresregionen vor.[36]

Paläobiologie

Beißkraft

Für *O. megalodon* gibt es Berechnungen der Beißkräfte, basierend auf einer Skalierung vom Weißen Hai. Das verwendete Individuum ist ein Jungtier, das 2,5 m lang und 240 kg schwer ist. Im hinteren Teil des Kiefers beträgt die Beißkraft des verwendeten Individuums ungefähr 3,1 kN. Zum Skalieren wurden die Gewichtswerte von Gottfried (1996) verwendet. Für die niedrigere Grenze (~50 t) wurde eine Beißkraft von rund 109 kN ermittelt. Für die obere Grenze von 103 t war das Ergebnis nach Computerberechnungen 182 kN. Damit wäre die Beißkraft des Megalodons bis zu zehnmal so stark wie die in derselben Studie errechnete Beißkraft des Weißen Hais.[27]

Die Forscher weisen darauf hin, dass die Kräfte, die beim Biss auf das Beutetier einwirkten, wahrscheinlich höher waren als die errechneten Werte. Das liegt daran, dass Haie beim Töten ihrer Beute ihre Kiefer oft schütteln.[37]

Ernährung

Künstlerische Darstellung eines Megalodons. Um einen Eindruck von der Größe zu vermitteln, ist auf der Abbildung die Jagd auf zwei Wale der Gattung *Eobalaenoptera* illustriert.

O. megalodon war vermutlich ein Spitzenprädator,[38] der gemäß einigen Isotopenanalysen basierend auf Stickstoff die höchste Position in der Nahrungskette einnahm.[39] Erwachsenen Exemplare von *O. megalodon* bevorzugten möglicherweise große Wale als Beute, Jungtiere werden als Jäger von kleineren Walen gesehen. Hinweise darauf liefert der Umstand, dass größere Bartenwale in den bevorzugten Jagdgründen der Jungtiere fehlten.[40] Sehr junge Individuen fraßen vermutlich Fische[30] oder vielleicht sogar Dugongs.[41] In seichten, tropischen Meeren waren Fische, Schildkröten, Seekühe und kleine Wale vermutlich die bevorzugte Beute.[42]

Zähne eines Megalodons im Naturhistorischen Museum Wien

Man vermutet einen Zusammenhang zwischen der großen Artenvielfalt von Walen am Anfang des Miozän und dem Auftauchen von *O. megalodon*.[38] Auch im Pliozän waren Bartenwale, Zahnwale und Robben sehr zahlreich vorhanden.[8] Als Hinweise einer Bejagung von Walen durch *O. megalodon* werden Zahnspuren an den Flossen und Wirbeln der Meeressäuger gewertet.[8][40] Nach Analyse von 70 Bissspuren an Walknochen waren in zwei Drittel der Fälle die Flossen, die Schultern oder die Brustwirbel das Ziel des Angriffs.[12] Aufgrund der Platzierung der Bisse wird vermutet, dass *O. megalodon* zuerst die Flossen seiner Opfer abriss, und sie damit bewegungsunfähig machte.[43] Da viele Bisse in der Schulter- oder Brustregion erfolgten, wird außerdem angenommen, dass *O. megalodon* die Knochen des Opfers angriff, welche von Weißen Haien meistens gemieden werden. Wahrscheinlich attackierte *O. megalodon* wichtige Organe wie die Lunge oder das Herz, was den sofortigen Tod einleitet, anders als der Biss des Weißen Hais, der das Opfer eher verbluten lässt.[12] Dass nicht alle Angriffe auf Wale erfolgreich verliefen geben verheilte Bissspuren an einem Bartenwal-Wirbel an. Die Spur wurde durch einen Zahn verursacht, der rekonstruiert knapp 6 cm weit und 7 bis 8 cm hoch war. Allerdings ist nicht entscheidbar, ob der Zahnabdruck von einem jüngeren Individuum von *O. megalodon*, einem Weißen Hai, von *Parotodus* oder einem anderen Tier (zum Beispiel einem Zahnwal) stammt. Aufgrund der vermuteten Kieferform ist ein Hai als Verursacher jedoch am wahrscheinlichsten.[44]

Walwirbel mit *O. megalodon*-Bissspuren

Allerdings zeigt eine Isotopenstudie aus dem Jahr 2025, die erstmals Zink-Isotope (δ^{66}Zn) im Zahnschmelz von Megalodon-Fossilien analysierte, dass die Haie nicht stets die höchste Position in der Nahrungskette besetzten, sondern bezüglich ihrer Ernährung weitaus flexibler waren. Je nach Region nutzten sie auch Beute typisch für niedrigere Positionen in der Nahrungskette, was durch überlappende Isotopenwerte mit anderen Beutegreifern jener Zeit erkenntlich wird. Als Untersuchungsobjekte standen hauptsächlich Zähne aus verschiedenen Fundstellen des Molassegebietes des südlichen Mitteleuropas zur Verfügung. Die Autoren der Untersuchung charakterisieren *O. megalodon* daher als „opportunistischen Superprädator“.[45]

Energiehaushalt

Anhand von Isotopenanalysen an Zähnen von *O. megalodon* aus verschiedenen Fundregionen konnte ermittelt werden, dass die Tiere eine relativ stabile Körpertemperatur aufwiesen, die durchschnittlich bei 26 bis 27 °C lag. Parallel durchgeführte Untersuchungen an Muschelschalen aus den gleichen Gesteinslagen ergaben eine damalige Meerestemperatur im Lebensraum von Megalodon von rund 21 °C. Demnach konnte Megalodon seine Körpertemperatur stabilisieren und mehrere Grad über der Umgebungstemperatur halten. Der Effekt einer relativ konstanten Körpertemperatur wird als Endothermie bezeichnet. Dies ist unter den Fischen von heutigen Makrelenhaien bekannt und wurde teilweise auch beim im Vergleich zu *O. megalodon* ähnlich großen Walhai beobachtet, ebenso wie beim Riesenhai.[46][47] Gegenüber sympatrischen Makrelenhaien aus den gleichen Gesteinsformationen wie etwa der Gattung *Carcharodon* war die Körpertemperatur von *O megalodon* etwas höher. Möglicherweise befähigte Megalodon die konstante Körpertemperatur auch kühlere Meeresregionen aufzusuchen oder schnellere Jagdattacken durchzuführen.[48]

Fortbewegung

Teilweise wird angenommen, dass *O. megalodon* ein relativ schneller Schwimmer war, der sich mit Geschwindigkeiten von 4,8 bis 5,1 km/h im Meer fortbewegte. Dies wäre deutlich schneller als es für den heutigen Weißen Hai mit durchschnittlich 3,5 km/h oder Makohaie mit 3,3 km/h dokumentiert ist. Im Vergleich zu diesen sind Heringshaie mit 3,6 bis 3,9 km/h schneller unterwegs. Ebenso erreichen der Wal- und Riesenhai ähnlich hohe Geschwindigkeiten zu letztgenannten, was teilweise mit ihrer planktonischen Nahrungsaufnahme nahe der Wasseroberfläche erklärt wird, während der in größeren Tiefen fressende Riesenmaulhai nur halb so schnell ist. Aufgrund des Fehlens vergleichbar großer beutegreifender Fische in der heutigen Meeresfauna ist eine Rekonstruktion der Schwimmbefähigung von *O. megalodon* schwierig. Die weltweite Verbreitung von Fossilien lässt aber eine migratorische Lebensweise vermuten, wodurch ein ähnliches Verhalten wie beim Weißen Hai möglich ist. Einige Interpretationen gehen davon aus, dass die Fortbewegungsgeschwindigkeit von *O. megalodon* daher bei durchschnittlich 2,1 bis 3,5 km/h lag. Aufgrund der Energieersparnis impliziert dies aber einen schlankeren und weniger kräftigen Körperbau. Andere große Meeresbewohner wie die Wale sind im Vergleich zu den meisten Makrelenhaien doppelt bis dreimal so schnell, was in der abweichenden Schwimmtechnik mit vertikalen anstatt horizontalen Körperbewegungen begründet ist.[21]

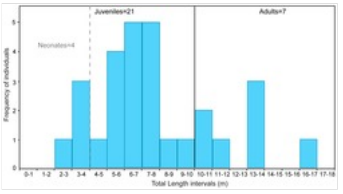
Individualentwicklung

In der Gatún-Formation (Panama) wurden im Jahr 2010 Zähne gefunden, die 32 *O. megalodon*-Exemplaren zugeordnet wurden. Von diesen Exemplaren waren 21 Jungtiere (Körpergröße von 4 bis 10 m) und vier Neugeborene (Körpergröße von 2 bis 4 m). Weil die meisten Exemplare nicht ausgewachsen waren, wird davon ausgegangen, dass es sich bei der Gatún-Formation um eine „Kinderstube“ handelte, wo junge *O. megalodon*-Exemplare Schutz vor Raubtieren und reichlich Nahrung fanden. In der Gatún-Formation wurden größere Zähne gefunden, die wahrscheinlich zu erwachsenen Tieren gehörten. Sie waren vermutlich Fressfeinde der Jungtiere.[30] Im Jahr 2013 wurden 22 weitere Exemplare in dieser Formation gefunden. Die meisten davon waren Jungtiere, was die „Kinderstuben“-Hypothese stützt. Da auch von anderen Haiarten dort Zähne von Jungtieren gefunden wurden, wird vermutet, dass diese Region von verschiedenen Haiarten als „Kinderstube“ genutzt wurde.[49]

Andere „Kinderstuben“ wurden nahe dem Peace River in Kanada und in der Bone-Valley-Region in Florida gefunden. In beiden Regionen gibt es auch Knochen von Dugongs, Delfinen und kleinen Walen. In letzterer sind Knochen genannter Tiere mit Bissspuren bekannt, die wahrscheinlich von *O. megalodon*-Jungtieren stammen. Eine andere mögliche „Kinderstube“ befindet sich in South Carolina. Hierbei ist es allerdings unsicher, ob es sich um eine „Kinderstube“ handelt, da Zähne von neugeborenen *O. megalodon*-Exemplaren fehlen.[41] Da „Kinderstuben“ nur in warmen Regionen bekannt sind, wird vermutet, dass junge *O. megalodon*-Exemplare kälteempfindlicher waren als erwachsene.[50]

Zähne von *O. megalodon*-Exemplaren aus der Gatún-Formation

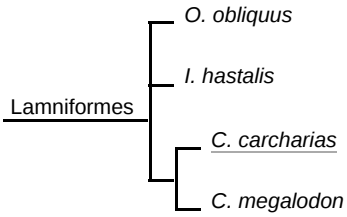
Anhand einzelner Wirbel konnte das individuelle Wachstum der Tiere untersucht werden. Die Wirbel bestehen aus ringförmigen Schichten, die vermutlich die jährlichen Zuwachszonen darstellen, vergleichbar den Baumringen. Das größte Wirbelexemplar der relativ vollständigen Rumpfwirbelsäule des Individuums aus Belgien (IRSNB P 9893) wies bei einem Durchmesser von 15,5 cm insgesamt 46 derartige Ringe auf, womit das Tier entsprechend in diesem Alter starb. Die Länge der Wirbelsäule für das Indivuiduum aus Belgien lässt eine Gesamtlänge von 16,4 m annehmen. Bei der Geburt war das Tier offensichtlich bereits rund 3,6 m lang, worüber einerseits der Kern des Wirbels Aufschluss gibt, andererseits erreichen Neugeborene der Makrelenhaie zwischen 20 und 45 % der Körperlänge des Muttertiers. Die anfängliche Wachstumsrate betrug den Berechnungen der einzelnen Wirbelschichten nach in den ersten zehn Jahren zwischen 34 und 41 cm, verlangsamte sich dann aber auf 20 bis 31 cm. Ausgehend davon, dass einzelne Funde auf bis zu 24 m lange Exemplare hinweisen, könnte die Lebenserwartung von *O. megalodon* bei 88 bis 100 Jahren gelegen haben. Die relative Größe der Jungtiere bei der Geburt hängt eventuell mit einem intrauterinen Kannibalismus zusammen, auch Oophagie genannt. Hierbei fressen die bereits geschlüpften Jungen die Eier ihrer Geschwister. Dadurch ist zwar die Anzahl des Nachwuchses geringer, dieser kommt aber bereits relativ groß zur Welt. Bekannt ist dies von verschiedenen Makrelenhaiartigen, etwa dem Sandtigerhai. Hier werden auch, verbunden mit der Ovoviviparie, die Ursachen für die enorme Körpergrößenentwicklung von *O. megalodon* gesehen, der innerhalb der räuberisch lebenden Makrelenhaiartigen keine andere Form nahekam. Andere Forscher erklären dies mit einem endothermen Körperhaushalt.[51][52][21]



Größenklassen der *O. megalodon*-Exemplare aus der Gatún-Formation

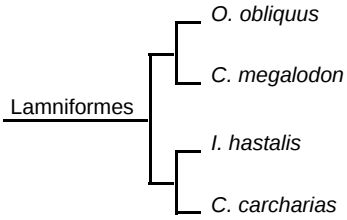
Systematik

Ursprünglich wurde *O. megalodon* von Louis Agassiz, dem Autor der Erstbeschreibung, aufgrund der ähnlichen Zahnform neben dem Weißen Hai als weitere Art in die Gattung *Carcharodon* gestellt.[53] Spätere Forscher unterstützten diese Klassifikation damit, dass der zweite Vorderzahn im Oberkiefer bei beiden Arten symmetrisch und jeweils der größte Zahn im Kiefer ist.[54] Vergleichsuntersuchungen von Gordon Hubbel widersprechen jedoch dieser alten These. Hubbel stellte fest, dass beim Weißen Hai der dritte Zahn im vorderen Teil des Oberkiefers um einiges kleiner ist als die ersten beiden. Bei *O. megalodon* ist dieser nur geringfügig kleiner als die ersten beiden. Außerdem hat dieser Zahn beim Weißen Hai einen größeren Neigungswinkel. Hubbel schließt daraus, dass *O. megalodon* wahrscheinlich nicht (wie früher angenommen) der Vorfahre des Weißen Hais war und keine rezenten Nachfahren hat.[55] Wenn man der Hypothese unterschiedlicher Gattungszugehörigkeit folgt, stammte der Weiße Hai wahrscheinlich von einer Gruppe ausgestorbener Makohaie ab,[56] was durch vergleichende Untersuchungen zwischen dem Weißen Hai und dem ausgestorbenen Makohais *Isurus hatalis* unterstützt wird. In einer Analyse aus dem Jahr 2006 wurde ein Stammbaum von Nyberg und Kollegen veröffentlicht:[57]



Nachfolgend unterstützten die meisten Wissenschaftler die Annahme, dass *O. megalodon* zur Gattung *Carcharocles* gehört,[3] die 1923 aufgestellt wurde.[58] Wenn man der *Carcharocles*-Theorie folgt, gehörte Megalodon nicht zur Familie Lamnidae, sondern zur Familie Otodontidae.[3] Wahrscheinlich war die Gattung *Carcharocles* ein Schwestertaxon der Gattungen *Otodus* und *Parotodus*.[59]

Es folgt ein Kladogramm von Hubbel und Kollegen aus dem Jahr 2009, welches Megalodon als Schwestertaxon von *Otodus* aufführt:[60]



Bereits Anfang der 2010er Jahre zeigten einzelne phylogenetische Untersuchungen, dass Megalodon innerhalb der Otodontidae die Terminalform der *Otodus*-Gruppe bildet und durch die Ausgliederung in eine eigene Gattung *Otodus* wiederum poly- beziehungsweise paraphyletisch wird. Einige Wissenschaftler sahen daher Megalodon innerhalb der Gattung *Otodus*.[61] Letztendlich überführten Kenshu Shimada und Forscherkollegen im Jahr 2017 Megalodon in die Gattung *Otodus*,[62] was in der Folgezeit auch von anderen Wissenschaftlern unterstützt wurde.[63][1]

Manche Autoren ordnen *O. megalodon* einer eigenen Gattung namens *Megaselachus* zu, weil Megalodon die seitlichen Zacken an der Zahnwurzel (wie bei anderen *Carcharocles*-Arten) fehlen.[64] Andere verwenden *Megaselachus*, einschließlich Megalodon, sowie auch *Carcharocles* als Untergattung von *Otodus*.[63]

Obwohl nicht so nah verwandt wie ursprünglich vermutet, hat der Weiße Hai von den rezenten Makrelenhaien am meisten mit *O. megalodon* gemeinsam und wird am häufigsten für Vergleiche herangezogen.[3] Das liegt zum Teil daran, dass die Makrelenhaie als nächste heute lebende Verwandte der Otodontidae gesehen werden.[65]

Stammesgeschichte

Ursprünge

Die Gattung *Otodus* trat erstmals im frühen Paläozän vor rund 66 Millionen Jahren auf. Es sind mehrere sich abwechselnde Arten bekannt. Eine der ältesten ist mit *O. obliquus* aus dem Unteren Eozän belegt. Fossilfunde liegen unter anderem aus dem Ouled-Abdoun-Becken und dem südwestlich anschließenden Ganntour-Becken in Marokko vor. Aus ersterem wurden 20 Zähne von bis zu 9 cm Länge und halb so viele Wirbel von bis zu 10 cm Durchmesser berichtet, letzteres wartet mit mehr als 200 Zähnen auf. Die Funde lassen Tiere von 4 bis 8 m Körperlänge annehmen. Die hohe Anzahl an Zähnen im Ganntour-Becken wird mit möglichen Paarungsgebieten in den ehemaligen Schelfgebieten erklärt.[66][67] Weitere Funde kamen aus verschiedenen paläogenen Gesteinseinheiten in Alabama zu Tage.[68] Die bereits beträchtlichen Körpermaße verweisen darauf, dass der Riesenwuchs der Fische schon sehr früh in der stammesgeschichtlichen Entwicklung begann. Da aber laut Isotopenanalysen schon die frühen Megalodon-Vertreter eine Position als Spitzenprädator einnahmen, bestand für die weitere extreme Körpergrößenzunahme hin zu *O. megalodon* keine Notwendigkeit mehr. Vielmehr wurde dies wohl durch die bedingte Endothermie und die intrauterine Oophagie begünstigt und vorangetrieben.[39] Bei nachfolgenden Formen wie *O. auriculatus* aus dem Oberen Eozän, *O. angustidens* aus dem Oligozän und *O. chubutensis* aus dem Unteren Miozän kam es zu einer kontinuierlichen Vergrößerung der Zähne und einer Ausbildung einer feinen Zackung an den Rändern. Einen recht umfangreichen Fossilbeleg kann hierbei *O. angustidens* vorweisen. So sind gut 230 Zähne und 170 Wirbel aus der Boom-Clay-Formation in Belgien sowie 165 Zähne und 32 Wirbel aus der Otekaike-Limestone-Formation in Neuseeland dokumentiert. *O. megalodon* selbst trat im Verlauf des Miozäns erstmals auf. Mögliche frühe Nachweise aus dem frühen Abschnitt finden sich mit über 50 Zähnen in der Kokozura-Formation in Japan.[15][21]

Aussterben

Zum Aussterben von *O. megalodon* gibt es verschiedene Hypothesen. Eine besagt, dass die Entstehung des Isthmus von Panama den Weg zu den warmen Gewässern im westlichen Atlantik blockierte, die *O. megalodon* als Kinderstube brauchte.[69]

Andere Hypothesen vermuten zu starke Konkurrenz mit anderen Beutegreifern wie Schwertwalen oder Weißen Haien. Schwertwale sind (ähnlich wie *O. megalodon*) Jäger von großen Walen und stellten daher Konkurrenz für ausgewachsene Tiere dar. Es ist auch möglich, dass große Gruppen von Schwertwalen Jagd auf *O. megalodon* gemacht haben. Weiße Haie waren möglicherweise Rivalen (oder Jäger) von Jungtieren.[69] Die mögliche Bedeutung des Weißen Hais als Faktor für das Aussterben von *O. megalodon* wurde in einer Studie aus dem Jahr 2022 untermauert. Hierin ergaben Isotopenanalysen an in den Zähnen beider Arten eingelagertem Zink, dass diese zumindest im Verlauf des Pliozäns ähnliche Nahrungsressourcen nutzten, die sich aus Bartenwalen und eventuell auch Seekühen zusammensetzten. Eine direkte Konkurrenz lässt sich dadurch aber nicht zweifelsfrei belegen, da sowohl *O. megalodon* als auch der Weiße Hai durchaus unterschiedliche Beutearten bejagt haben könnten.[70]

Eine weitere Hypothese besagt, dass die Beute von *O. megalodon* ebenfalls eine Rolle gespielt hat. Im Pliozän entwickelten Wale fortgeschrittenere Schwanzflossen und Schwimmmuskeln. Daher ist es möglich, dass *O. megalodon* sie nicht mehr jagen konnte, weil sie dadurch zu schnell geworden waren. Hinzu kommt noch, dass in dieser Zeit viele Wale in die Polarregionen wanderten, wohin *O. megalodon* sie nicht verfolgen konnte.[69] Zudem wird vermutet, dass auch die konstante Körpertemperatur unabhängig von den äußeren Bedingungen einen Einfluss auf das Aussterben gespielt haben könnte. Endeothermie ist mit hohen energetischen Kosten verbunden, die in der Regel über die Nahrung gedeckt werden müssen. *O. megalodon* benötigte aufgrund seiner enormen Körpermasse entsprechend hohe Nahrungsmengen, die die Tiere im Zuge der klimatisch bedingten Umweltveränderungen im Verlauf des Pliozäns eventuell nicht mehr aufbringen konnten.[48]

Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Grund für das Aussterben von *O. megalodon* in einer Kombination mehrerer dieser Faktoren lag.[71] Möglich ist auch, dass die (vermutete) mit der Zeit zunehmende Größe von *O. megalodon* eine Rolle spielte, weil große Tiere meistens empfindlicher gegenüber Veränderungen in ihrer Umgebung sind als kleinere.[32][70]

Mutmaßungen im Bereich der Kryptozoologie, dass *O. megalodon* bis heute in der Tiefsee überlebt habe, sind nicht haltbar, da ein Leben in der Tiefsee Anpassungen an die extremen Bedingungen dort erfordert und *O. megalodon* Verhalten und Anatomie in kürzester Zeit komplett hätte verändern müssen.[72]

Ausstellung

Das Oberösterreichische Landesmuseum in Linz zeigt in seiner Dauerausstellung *Natur Oberösterreich* seit 2010 ein Modell des Megalodon. Es wurde von dem Aachener Präparator Werner Kraus unter Berücksichtigung von letzten wissenschaftlichen Veröffentlichungen über Fossilien, auch über die aus der Pisco-Formation in Peru, erstellt.[73] Im *Calvert Marine Museum* (CVM) in Solomons, (Maryland) in den USA ist ein rekonstruiertes *O.-megalodon*-Skelett ausgestellt. Außerdem gibt es eine ausgestellte Wirbelsäule im Musée Royal d'Histoire Naturelle in Brüssel.[13]

Hypothetisches Modell des Megalodon in Linz mit dem Präparator Werner Kraus

Kinofilme

In der Handlung der Science-Fiction-Filme Meg (2018) und Meg 2: Die Tiefe (2023) existieren in der Gegenwart überlebende Exemplare des Megalodon und werden in zahlreichen Trick-Szenen gezeigt.

Literatur

- M. D. Gottfried, L. J. V. Compagno, S. C. Bowman: *Size and Skeletal Anatomy of the Giant "Megatooth" shark Carcharocles megalodon*. In: *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon Carcharias*. Academic Press, 1996, ISBN 0-12-415031-4, S. 55–66.
- Robert W. Purdy: *Paleoecology of Fossil White Sharks*. In: *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon Carcharias*. Academic Press, 1996, ISBN 0-12-415031-4, S. 67–78.
- C. Pimiento, D. J. Ehret, B. J. MacFadden, G. Hubbell: *Ancient Nursery Area for the Extinct Giant Shark Megalodon from the Miocene of Panama*. In: *PLoS ONE*. Band 5, Nr. 5, 2010, S. 1–5, doi:10.1371/journal.pone.0010552 (https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010552).
- Catalina Pimiento, Gerardo González-Barba, Dana J. Ehret, Austin J. W. Hendy, Bruce J. MacFadden, Carlos Jaramillo: *Sharks and Rays (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Late Miocene Gatun Formation of Panama*. In: *Journal of Paleontology*. Band 87, Nr. 5, 2013, ISSN 0022-3360 (https://zdb-katalog.de/list.xhtml?t=iss%3D%220022-3360%22&key=cql), S. 755–774, doi:10.1666/12-117 (https://doi.org/10.1666/12-117) (si.edu (https://stri.si.edu/sites/publications/PDFs/STRI-W_Pimiento_et_al_2013_Sharks_and_Rays_from_Gatun.pdf) [PDF]).
- Catalina Pimiento, Meghan A. Balk: *Body-size trends of the extinct giant shark Carcharocles megalodon: a deep-time perspective on marine apex predators*. In: *Paleobiology*. Band 41, Nr. 3, 2015, S. 479–490, doi:10.1017/pab.2015.16 (https://doi.org/10.1017/pab.2015.16) (cambridge.org (http://journals.cambridge.org/download.php?file=%2F2582_8364482C09D553A63B8DDC292F702484_journals__PAB_PAB41_03_S0094837315000160a_hi.pdf&cover=Y&code=843d1f5e5bdbe8b014e1b68b258da7cd) [PDF]).
- S. E. Bendix-Almgreen: *Carcharodon megalodon from the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronoi'n*. In: *Bull. geol. Soc. Denmark*. Band 32. Copenhagen 1983, S. 1–32 (2dgf.dk (https://2dgf.dk/xpdf/bull32-01-02-1-32.pdf) [PDF]).
- Orangel Aguilera, Dione Rodrigues de Aguilera: *Giant-toothed White Sharks and Wide-toothed Mako (Lamnidae) from the Venezuela Neogene: Their Role in the Caribbean, Shallow-water Fish Assemblage*. In: *Caribbean Journal of Science*. Band 40, Nr. 3, 2004, S. 368–382 (caribjsci.org (http://caribjsci.org/dec04/40_368-382.pdf) [PDF]).
- Mark Renz: *Megalodon: Hunting the Hunter*. In: *PaleoPress*. 2002, ISBN 0-9719477-0-8, S. 1–159 (google.com (http://books.google.com/books?id=cMRe5GmDXmUC&printsec=frontcover&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false)).
- S. Wroe, D. R. Huber, M. Lowry, C. McHenry, K. Moreno, P. Clausen, Z. I. Ferrara, E. Cunningham, M. N. Dean, A. P. Summers: *Three-dimensional computer analysis of white shark jaw mechanics: how hard can a great white bite?* In: *Journal of Zoology*. Band 276, Nr. 4, 2008, ISSN 0952-8369 (https://zdb-katalog.de/list.xhtml?t=iss%3D%220952-8369%22&key=cql), S. 336–342, doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00494.x (https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00494.x) (bio-nica.info (http://www.bio-nica.info/Biblioteca/Wroe2008GreatWhiteSharkBiteForce.pdf) [PDF; 91 kB]).
- K. G. Nyberg, C. N. Ciampaglio, G. A. Wray: *Tracing the ancestry of the Great White Shark*. In: *Journal of Vertebrate Paleontology*. Band 26, Nr. 4, 2006, S. 806–814, doi:10.1671/0272-4634(2006)26[806:TTAOTG]2.0.CO;2 (https://doi.org/10.1671/0272-4634%282006%2926%5B806%3ATTAOTG%5D2.0.CO%
(duke.edu (http://biology.duke.edu/wraylab/papers/Nyberg&al_2006.pdf) [PDF]).

Weblinks

Commons: *Otodus megalodon* (https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Otodus_megalodon?uselang=de) – Sammlung von Bildern

- The Paleobiology Database *Carcharocles* (https://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl?action=checkTaxonInfo&taxon_no=34603&is_real_user=1)
- 3D-Scan eines Megalodon-Zahns (https://sketchfab.com/3d-models/megalodon-tooth-nhmw-geo-186600010027-0a7a056b203a4044be2ad1cb630e12d4) beim Naturhistorischen Museum Wien
- Rekonstruktion des Megalodon (https://web.archive.org/web/20110611063106/http://www.elasmo-research.org/education/evolution/reconstruct_megalodon.htm) (Memento vom 11. Juni 2011 im *Internet Archive*) (englisch)
- *Der Megalodon* (http://www.haiwelt.de/specials/megalodon/megalodon.php) bei Haiwelt.de

Einzelnachweise

1. Robert W. Boessenecker, Dana J. Ehret, Douglas J. Long, Morgan Churchill, Evan Martin, Sarah J. Boessenecker: *The Early Pliocene extinction of the mega-toothed shark* Otodus megalodon*: a view from the eastern North Pacific.* In: *PeerJ.* Band 7, 2019, Artikel e6088, doi:10.7717/peerj.6088.
2. Catalina Pimiento, Christopher F. Clements: *When Did Carcharocles megalodon Become Extinct? A New Analysis of the Fossil Record*. In: *PLOS ONE*. Band 9, Nr. 10, 22. Oktober 2014, Artikel e111086, doi:10.1371/journal.pone.0111086 (https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111086).
3. Pimiento et al. 2010, S. 3.
4. Gottfried et al. 1996, S. 55.
5. Bendix-Almgreen 1983, S. 1.
6. Purdy 1996, S. 71.
7. Aguilera und Rodrigues de Aguilera 2004, S. 368.
8. John Clay Bruner: *The Megatooth shark, Carcharodon megalodon Rough toothed, huge toothed*. In: *Dept. of Biological Sciences and Laboratory for Vertebrate Paleontology*. University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E9 Kanada 1997 (academia.edu (http://www.academia.edu/6928311/The_Megatooth_shark_Carcharodon_megalodon_Rough_toothed_huge_toothed)).
9. David Herskowitz, Peter Wiggins: *Huge Shark Jaw.* In: *Natural History. Heritage Auctions.* 21. Dezember 2010. (fineart.ha.com (https://fineart.ha.com/s/d/shark-jaws.pdf), PDF; 610 kB).
10. Pimiento et al. 2013, S. 761.
11. Renz 2002, S. 4.
12. James Riordon: *Hell's teeth.* In: *NewScientist Magazine.* 2190, Juni 1999, S. 32.
13. Gottfried et al. 1996, S. 63–64.
14. Bendix-Almgreen 1983, S. 7.
15. Tyler Greenfield: *List of skeletal material from megatooth sharks (Lamniformes, Otodontidae).* In: *Paleoichthys.* Band 4, 2022, S. 1–9 (2022).
16. Gottfried et al. 1996, S. 58.
17. Pimiento et al. 2010, Abb. S1
18. Gottfried et al. 1996, S. 64.

19. Renz 2002, S. 35–36.
20. Phillip C. Sternes, Patrick L. Jambura, Julia Türtscher, Jürgen Kriwet, Mikael Siversson, Iris Feichtinger, Gavin J. P. Naylor, Adam P. Summers, John G. Maisey, Taketeru Tomita, Joshua K. Moyer, Timothy E. Higham, João Paulo C. B. da Silva, Hugo Bornatowski, Douglas J. Long, Victor J. Perez, Alberto Collareta, Charlie Underwood, David J. Ward, Romain Vullo, Gerardo González-Barba, Harry M. Maisch IV, Michael L. Griffiths, Martin A. Becker, Jake J. Wood, Kenshu Shimada: *White shark comparison reveals a slender body for the extinct megatooth shark, Otodus megalodon (Lamniformes: Otodontidae).* In: *Palaeontologia Electronica.* Band 27, Nr. 1, 2024, S. a7, doi:10.26879/1345.
21. Kenshu Shimada, Ryosuke Motani, Jake J. Wood, Phillip C. Sternes, Taketeru Tomita, Mohamad Bazzi, Alberto Collareta, Joel H. Gayford, Julia Türtscher, Patrick L. Jambura, Jürgen Kriwet, Romain Vullo, Douglas J. Long, Adam P. Summers, John G. Maisey, Charlie Underwood, David J. Ward, Harry M. Maisch IV, Victor J. Perez, Iris Feichtinger, Gavin J.P. Naylor, Joshua K. Moyer, Timothy E. Higham, João Paulo C.B. da Silva, Hugo Bornatowski, Gerardo González-Barba, Michael L. Griffiths, Martin A. Becker, Mikael Siversson: *Reassessment of the possible size, form, weight, cruising speed, and growth parameters of the extinct megatooth shark, Otodus megalodon (Lamniformes: Otodontidae), and new evolutionary insights into its gigantism, life history strategies, ecology, and extinction.* In: *Palaeontologia Electronica.* Band 28, Nr. 1, 2025, S. a12, doi:10.26879/1502.
22. Jack A. Cooper, Catalina Pimiento, Humberto G. Ferrón, Michael J. Benton: *Body dimensions of the extinct giant shark Otodus megalodon: a 2D reconstruction.* In: *Scientific Reports.* Band 10, 2020, S. 14596, doi:10.1038/s41598-020-71387-y.
23. Phillip C. Sternes, Jake J. Wood und Kenshu Shimada: *Body forms of extant lamniform sharks (Elasmobranchii: Lamniformes), and comments on the morphology of the extinct megatooth shark, Otodus megalodon, and the evolution of lamniform thermophysiology.* In: *Historical Biology. An International Journal of Paleobiology.* Band 35, Nr. 1, 2023, S. 139–151, doi:10.1080/08912963.2021.2025228.
24. Gary S. Morgan: *Whiter the giant white shark?* In: *A newsletter of paleontology.* Band 2, Nr. 3, 1994 museumoftheearth.org (https://web.archive.org/web/20131005012116/http://www.museumoftheearth.org/files/pubtext/item_pdf_289.pdf) (Memento vom 5. Oktober 2013 im *Internet Archive*) (PDF; 3,5 MB).
25. Gottfried et al. 1996, S. 59–61.
26. Pimiento et al. 2010, S. 7.
27. Wroe et al. 2008, S. 338.
28. Kenshu Shimada: *The size of the megatooth shark, Otodus megalodon (Lamniformes: Otodontidae), revisited.* In: *Historical Biology.* Band 20, 2019, S. 1–8, doi:10.1080/08912963.2019.1666840.
29. Renz 2002, S. 88.
30. Pimiento et al. 2010, S. 6.
31. Gottfried et al. 1996, S. 61.
32. Catalina Pimiento, Meghan A. Balk: *Chronoclinal body size increase of the extinct giant shark Megalodon (Carcharocles megalodon)*. In: *Society of Vertebrate Paleontology*. 2013.
33. Pimiento et al. 2015, S. 481.
34. Pimiento et al. 2015, S. 483.
35. Pimiento et al. 2015, S. 484.
36. Kenshu Shimada, Harry M. Maisch IV, Victor J. Perez, Martin A. Becker, Michael L. Griffiths: *Revisiting body size trends and nursery areas of the Neogene megatooth shark, Otodus megalodon (Lamniformes: Otodontidae), reveals Bergmann's rule possibly enhanced its gigantism in cooler waters.* In: *Historical Biology.* Band 35, Nr. 2, 2023, S. 208–217, doi:10.1080/08912963.2022.2032024.
37. Wroe et al. 2008, S. 339.
38. Olivier Lambert, Giovanni Bianucci, Klaas Post, Christian de Muizon, Rodolfo Salas-Gismondi, Mario Urbina, Jelle Reumer: *The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru.* In: *Nature.* Band 466, 1. Juli 2010, S. 105–108. (ateneo.unmsm.edu.pe (http://ateneo.unmsm.edu.pe/ateneo/bitstream/123456789/317/1/nature01v466_2010.pdf), PDF; 527 kB).
39. Emma R. Kast, Michael L. Griffiths, Sora L. Kim, Zixuan C. Rao, Kenshu Shimada, Martin A. Becker, Harry M. Maisch, Robert A. Eagle, Chelesia A. Clarke, Allison N. Neumann, Molly E. Karnes, Tina Lüdecke, Jennifer N. Leichliter, Alfredo Martínez-García, Alliya A. Akhtar, Xingchen T. Wang, Gerald H. Haug und Daniel M. Sigman: *Cenozoic megatooth sharks occupied extremely high trophic positions.* In: *Science Advances.* Band 8, 2022, S. eabl6529, doi:10.1126/sciadv.abl6529.
40. Purdy 1996, S. 75.
41. Renz 2002, S. 32–33.
42. Aguilera und Rodrigues de Aguilera 2004, S. 370.
43. Wroe et al. 2008, S. 340.
44. R. J. Kallal, S. J. Godfrey, D. J. Ortner: *Bone Reactions on a Pliocene Cetacean Rib Indicate Short-Term Survival of Predation Event*. In: *International Journal of Osteoarchaeology*. Band 22, Nr. 3, 2010, S. 253–260, doi:10.1002/oa.1199 (https://doi.org/10.1002/oa.1199).
45. Jeremy McCormack, Iris Feichtinger, Benjamin T. Fuller, Klervia Jaouen, Michael L. Griffiths, Nicolas Bourgon, Harry Maisch IV, Martin A. Becker, Jürgen Pollerspöck, Oliver Hampe, Gertrud E. Rössner, Alexandre Assemat, Wolfgang Müller und Kenshu Shimada: *Miocene marine vertebrate trophic ecology reveals megatooth sharks as opportunistic supercarnivores.* In: *Earth and Planetary Science Letter.*, 2025, doi:10.1016/j.epsl.2025.119392.
46. Itsumi Nakamura, Rui Matsumoto und Katsufumi Sato: *Body temperature stability in the whale shark, the world's largest fish.* In: *Journal of Experimental Biology.* Band 223, Nr. 11, 2020, S. jeb210286, doi:10.1242/jeb.210286.
47. Haley R. Dolton, Andrew L. Jackson, Robert Deaville, Jackie Hall, Graham Hall, Gavin McManus, Matthew W. Perkins, Rebecca A. Rolfe, Edward P. Snelling, Jonathan D. R. Houghton, David W. Sims und Nicholas L. Payne: *Regionally endothermic traits in planktivorous basking sharks Cetorhinus maximus.* In: *Endangered Species Research.* Band 51, 2023, S. 227–232, doi:10.3354/esr01257.
48. Michael L. Griffiths, Robert A. Eagle, Sora L. Kim, Randon J. Flores, Martin A. Becker, Harry M. Maisch IV, Robin B. Trayler, Rachel L. Chan, Jeremy McCormack, Alliya A. Akhtar, Aradhna K. Tripati, Kenshu Shimada: *Endothermic physiology of extinct megatooth sharks.* In: *PNAS.* Band 120, Nr. 27, 2023, S. e2218153120, doi:10.1073/pnas.2218153120.
49. Pimiento et al. 2013, S. 770.
50. Purdy 1996, S. 76–77.
51. Kenshu Shimada, Martin A. Becker, Michael L. Griffiths: *Body, jaw, and dentition lengths of macrophagous lamniform sharks, and body size evolution in Lamniformes with special reference to 'off-the-scale' gigantism of the megatooth shark, Otodus megalodon.* In: *Historical Biology.* Band 33, Nr. 11, 2021, S. 2543–2559, doi:10.1080/08912963.2020.1812598.
52. Kenshu Shimada, Matthew F. Bonnan, Martin A. Becker, Michael L. Griffiths: *Ontogenetic growth pattern of the extinct megatooth shark Otodus megalodon — implications for its reproductive biology, development, and life expectancy.* In: *Historical Biology.* Band 33, Nr. 12, 2021, S. 3254–3259, doi:10.1080/08912963.2020.1861608.
53. Louis Agassiz: *Recherches sur les poissons fossiles …* Hrsg.: Biodiversity Heritage Library. 3: *Placoïdes.* (1833–1843). Petitpierre, Neuchatel, S. 247–249, doi:10.5962/bhl.title.4275 (https://doi.org/10.5962/bhl.title.4275) (biodiversitylibrary.org (https://www.biodiversitylibrary.org/item/23762#page/263/mode/1up)).

54. Purdy 1996, S. 69.
55. Renz 2002, S. 23–24.
56. Nyberg et al. 2006, S. 806.
57. Nyberg et al. 2006, S. 807.
58. D. S. Jordan, H. Hannibal: *Fossil sharks and rays of the Pacific Slope of North America*. In: *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. Band 22, 1923, S. 27–63.
59. Bretton W. Kent, George W. Powell, Jr.: *Reconstructed dentition of the rare lamnoid shark Parotodus benedeni (le Hon) from the Yorktown Formation (Early Pliocene) at Lee Creek Mine, North Carolina*. In: *The Mosasaur*. Band 6, 1999, S. 3 (petit-fichier.fr (https://www.petit-fichier.fr/2013/01/27/kent-b-w-powell-g-w-1999-parotodus-plioc/kent-b-w-powell-g-w-1999-parotodus-plioc.pdf) [PDF]).
60. D. J. Ehret, G. Hubbell, B. J. Macfadden: *Exceptional preservation of the white shark Carcharodon from the early Pliocene of Peru*. In: *Journal of Vertebrate Paleontology*. Band 29, Nr. 1, 2009, S. 3, doi:10.1671/039.029.0113 (https://doi.org/10.1671/039.029.0113) (free.fr (http://forummf.free.fr/upload/Carcharodon.pdf) [PDF]).
61. Mikael Siverson, Johan Lindgren, Michael G. Newbrey, Peter Cederström, Todd D. Cook: *Late Cretaceous (Cenomanian-Campanian) mid-palaeolatitude sharks of Cretalamna appendiculata type*. In: *Acta Palaeontologica Polonica*. Band 60, Nr. 2, 2015, S. 339–384, doi:10.4202/app.2012.0137 (https://doi.org/10.4202/app.2012.0137).
62. Kenshu Shimada, Richard E. Chandler, Otto Lok Tao Lam, Takeshi Tanaka, David J. Ward: *A new elusive otodontid shark (Lamniformes: Otodontidae) from the lower Miocene, and comments on the taxonomy of otodontid genera, including the 'megatoothed' clade.* In: *Historical Biology.* Band 29, Nr. 5, 2017, S. 704–714, doi:10.1080/08912963.2016.1236795.
63. Nicolae Trif, Rodica Ciobanu, Vlad Codrea: *The first record of the giant shark Otodus megalodon (Agassiz, 1835) from Romania.* In: *Brukenthal. Acta Musei.* Band 11, Nr. 3, 2016, S. 507–526.
64. V. Zhelezko, V. Kozlov: *Elasmobranchii and Paleogene biostratigraphy of Transurals and Central Asia. Materials on stratigraphy palaeontology of the Urals*. In: *Ekaterinburg: Russian Academy of Sciences Urals Branch Uralian Regional Interdepartment Stratigraphical Commission*. Band 3, 1999, S. 324.
65. Bretton W. Kent: *Speculations on the Size and Morphology of the Extinct Lamnoid Shark, Parotodus bend (le Hon)*. In: *The Mosasaur*. Band 6, 1999, S. 12 (petit-fichier.fr (https://www.petit-fichier.fr/2013/01/27/kent-b-w-1999-taille-parotodus-benedenii/kent-b-w-1999-taille-parotodus-benedenii.pdf) [PDF]).
66. Bruce J. MacFadden, Joann Labs-Hochstein, Irvy Quitmyer, Douglas S. Jones: *Incremental growth and diagenesis of skeletal parts of the lamnoid shark Otodus obliquus from the early Eocene (Ypresian) of Morocco.* In: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* Band 206, 2004, S. 179–1.
67. Sebastián Biton-Porsmoguer: *Posible área de reproducción de Otodus obliquus (Lamniformes: Lamnidae) del Paleoceno en la cuenca de Ganntour (Marruecos)*.UMC 2017.
68. Dana J. Ehret, Jun Ebersole: *Occurrence of the megatoothed sharks (Lamniformes: Otodontidae) in Alabama, USA.* In: *PeerJ.* 2, 2014, S. :e625, doi:10.7717/peerj.625.
69. Renz 2002, S. 41.
70. Jeremy McCormack, Michael L. Griffiths, Sora L. Kim, Kenshu Shimada, Molly Karnes, Harry Maisch, Sarah Pederzani, Nicolas Bourgon, Klervia Jaouen, Martin A. Becker, Niels Jöns, Guy Sisma-Ventura, Nicolas Straube, Jürgen Pollerspöck, Jean-Jacques Hublin, Robert A. Eagle, Thomas Tütken: *Trophic position ofOtodus megalodonand great white sharks through time revealed by zinc isotopes.* In: *Nature Communications.* Band 13, 2022, S. 2980, doi:10.1038/s41467-022-30528-9.
71. Gottfried et al. 1996, S. 65.
72. Renz 2002, S. 40.
73. Österreichisches Landesmuseum Linz (https://www.landesmuseum.at/)

Abgerufen von „https://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Megalodon&oldid=256921115“